

Neue Vorstellungen zur Evolution des Sozialparasitismus und der Dulosis bei Ameisen (Hym., Formicidae)

VON ALFRED BUSCHINGER

Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn

Mit 5 Abbildungen

Einleitung

Die Staaten sozialer Hymenopteren enthalten im allgemeinen ein oder mehrere fertile Weibchen (Königinnen), eine Anzahl steriler Weibchen (Arbeiterinnen) und die verschiedenen Brutstadien. Neue Kolonien werden entweder von einzelnen begatteten Jungweibchen allein, zu mehreren oder auf dem Wege eines „Schwarmes“ mit Hilfe von Arbeiterinnen aus dem Mutternest gegründet.

Unter den Formiciden, in geringerem Umfang auch unter den Vespiden und den sozialen Apiden, gibt es Arten, die nicht in der Lage sind, in der genannten Weise neue Kolonien zu gründen. Diese Arten sind entweder nur bei der Anlage neuer Kolonien oder sogar während ihres ganzen Lebens auf die Hilfe verwandter Arten angewiesen. Je nach Grad und Dauer dieser Abhängigkeit spricht man von temporärem oder permanentem Sozialparasitismus.

Seit HUBER (1810) erstmals die Raubzüge von *Polyergus rufescens* (Latr.) beschrieb, wurden unter den Formiciden parasitische und dulotische Arten in großer Zahl gefunden. Nach einer Aufstellung von KUTTER (1969) sind in der Schweiz allein etwa 30% der dort verbreiteten Arten Sozialparasiten in irgend einer Form. Daß von allen bekannten Ameisenarten nur etwa 2% parasitisch leben, führt KUTTER wohl zu Recht darauf zurück, daß in vielen Teilen der Erde die Ameisenfauna noch nicht genügend intensiv untersucht ist, um alle, oft sehr versteckt lebenden Parasiten zu erfassen.

Die Klärung der Lebensweise, die bei nicht wenigen, lange bekannten Arten noch aussteht, ergab dennoch schon eine überraschende Vielfalt. Einige Lebensformtypen kehren jedoch auch in verschiedenen Unterfamilien immer in sehr ähnlicher Weise wieder (WASMANN 1915, WHEELER 1919). Sie seien zunächst anhand einiger Beispiele kurz charakterisiert. Die in der Arbeit genannten Arten sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

A. Hauptformen parasitischer Beziehungen zwischen Ameisen

Neben zufälligen Vergesellschaftungen von Ameisen verschiedener Arten in einer günstigen Nistgelegenheit, wobei meist die Nester der beteiligten Arten scharf getrennt sind, kommen verschieden spezialisierte, gesetzmäßige Beziehungen vor. Nicht näher sollen hier die Diebsameisen (z. B. *Diplorhoptrum fugax* [Latr.]) behandelt werden oder Beziehungen wie etwa die „Parabiose“, gemeinsame Benutzung einer Ameisenstraße durch zwei Arten (FOREL 1898). Eine aus-

Tabelle 1. Übersicht der in der Arbeit genannten Arten und Gattungen

Unterfamilie	nicht selbständig	Form des Parasitismus	Selbständig
Formicinae	<i>Formica rufa</i>	t P (o)	<i>Formica polyctena</i>
	<i>Formica lugubris</i>	t P (f)	<i>Serviformica fusca</i> u. a.
	<i>Formica pratensis</i>	t P (f)	
	<i>Formica aquilonia</i>	t p (f)	
	<i>Formica uralensis</i>	t P (f)	
	<i>Formica truncorum</i>	t P (f)	
	<i>Coptoformica</i> spp.	t P (f), D	
	<i>Raptiformica sanguinea</i>	t P, D	
	<i>Polyergus rufescens</i>	D	
	<i>Rossomyrmex proformicarium</i>	D	(<i>Proformica</i> spp.)
	<i>Lasius umbratus</i>	t P	<i>Lasius niger</i>
	<i>Lasius fuliginosus</i>	t P	
	<i>Lasius reginae</i>	t P	<i>Lasius alienus</i>
	<i>Lasius carnolicus</i>	t P	
	<i>Plagiolepis (Paraplagiolepis) xene</i>	p P	<i>Camponotus</i> spp.
	<i>Plagiolepis (P.) grasseti</i>	p P	<i>Plagiolepis pygmaea</i>
	<i>Aporomyrmex ampeloni</i>	p P	(<i>vindobonensis</i>)
	<i>Aporomyrmex regis</i>	p P	
			<i>Cataglyphis</i> spp.
Dolichoderinae	<i>Bothriomyrmex gibbus</i>	t p	(<i>Tapinoma</i> spp.)
Myrmicinae	<i>Aphaenogaster</i> spp.	t p	Diplorhopttrum fugax (Di)
	<i>Strongylognathus huberi</i>	D	
	<i>Strongylognathus testaceus</i>	p P	
	<i>Anergates atratulus</i>	p P	
	<i>Teleutomyrmex schneideri</i>	p P	
	<i>Monomorium metoecus</i>	p P	(<i>Monomorium</i> spp.)
	<i>Myrmica myrmecoxena</i>	p P (?)	(<i>Myrmica</i> spp.)
	<i>Sitolinia</i> spp.	p P (?)	(<i>Myrmica rugulosa</i>)
	<i>Symbiomyrma</i> sp.	p P (?)	
	<i>Anergatides kohli</i>	p P	(<i>Pheidole</i> sp.)
	<i>Doronomyrmex pacis</i>	p P	<i>Leptothorax (Mychothorax)</i>
			<i>acercorum</i>
	<i>Leptothorax (Mych.) kutteri</i>	p P	
	<i>Leptothorax (Mych.) gößwaldi</i>	p P (?)	
	<i>Leptothorax (Mych.) buschingeri</i>	p P (?)	
	<i>Harpagoxenus sublaevis</i>	D	
	<i>Harpagoxenus americanus</i>	D	
	<i>Leptothorax duloticus</i>	D	
	<i>Epimyrma gößwaldi</i>	p P	(<i>Leptothorax</i> (L.) spp.)
	<i>Epimyrma stumperi</i>	p P	
	<i>Epimyrma ravouxi</i>	p P	
	<i>Epimyrma vandeli</i>	p P	
	<i>Chalepoxenus</i> spp.	D (?)	
	<i>Formicoxenus nitidulus</i>	G	(<i>Formica</i> spp.)
	<i>Leptothorax emersoni</i>	G	<i>Myrmica brevinodis</i>

fürliche Beschreibung und Einteilung der wichtigsten, weil bestuntersuchten Sozialparasiten bringt KUTTER (1969), so daß hier die Beschränkung auf wenige Beispiele möglich ist.

1. Gastverhältnisse

Die Gastverhältnisse werden meist nicht als Sozialparasitismus bezeichnet, da einige wesentliche Züge des echten Sozialparasitismus fehlen. So haben Gastameisen ihren eigenen „Haushalt“, d.h. die Arbeiterinnen füttern ihre Larven selbst und die Brut von Wirt und Gastameise wird getrennt gehalten. Gastverhältnisse sind sogar zwischen Angehörigen verschiedener Unterfamilien möglich, nähere Verwandtschaft der Partner ist demnach keine Voraussetzung.

Bekanntestes Beispiel für Gastameisen ist die kleine Myrmicine *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.), die ihre Kolonien von einigen bis knapp 100 Individuen in geeigneten Hohlräumen in der Nestkuppel hügelbauender *Formica*-Arten anlegt. Die Brut befindet sich innerhalb dieser Nestchen, während die Arbeiterinnen im großen Nest der Waldameisen auf Nahrungssuche gehen. Sie erhalten ihre Nahrung von den Waldameisen, die sie direkt anbetteln und zur Regurgitation von Kropfinhalt bringen, oder aber bei Fütterungen der *Formica* untereinander. Man sieht dann die winzigen *Formicoxenus* behende auf den Waldameisen umherklettern, bis sie auf dem Kopf angelangt sind und an der Futterübertragung teilhaben können (STAAGER 1923, 1925, STUMPER 1918, DONISTHORPE 1927 u. a.). In ähnlicher Weise lebt *Leptothorax emersoni* (WHEELER 1903, 1904, 1919) bei *Myrmica brevinodis*.

2. Temporärer Parasitismus

Die parasitische Art ist nur während einer bestimmten Periode im Leben der Kolonie abhängig von der Wirtsart. In allen bisher bekannten Fällen ist dies die Periode der Koloniegründung. Die jungen, begatteten Weibchen obligatorisch temporärer Sozialparasiten vermögen weder nach dem Hochzeitsflug allein neue Kolonien zu gründen, noch kehren sie zu Nestern ihrer eigenen Art zurück, um mit Hilfe von Arbeiterinnen etwa auf dem Wege der Kolonieteilung neue Nester zu gründen. Sie suchen vielmehr Nester einer bestimmten oder einiger weniger fremder Arten (Wirtsarten) auf und setzen sich auf im einzelnen verschiedene Weise an die Stelle der Königin der fremden Art. Aus den Eiern der parasitischen Königin gehen Arbeiterinnen hervor, die Arbeiterinnen der Wirtsart sterben in dem gemischten Nest allmählich aus; schließlich resultiert eine reine Kolonie der parasitischen Art. Klassisches Beispiel für diese Gruppe ist etwa *Lasius umbratus* Nyl. (CRAWLEY 1909, DONISTHORPE 1927, GÖSSWALD 1938). In der

Erläuterungen:

tP = temporärer Parasit	Di = Diebsameise
pP = permanenter Parasit	(o) = obligatorisch
D = Dulot	(f) = fakultativ
G = Gastameise	(?) = Lebensweise nicht ganz geklärt

Arten in () sind als Beispiel für Wirtsarten zu den genannten Parasiten eingetragen; sie erscheinen nicht im Text.

Gattung *Formica* kommt diese Form der Koloniegründung *fakultativ* neben der Rückkehr in ein Volk der eigenen Art mit anschließender Kolonieteilung vor (KUTTER 1969 nennt *F. lugubris*, *pratensis*, *aquilonia*, *uralensis* und *truncorum* sowie die Arten der Untergattung *Coptoformica*).

3. Dulosis

Bei Dulosis oder Sklavenhaltung lebt die parasitische Art ausschließlich und dauernd in Abhängigkeit von der Wirtsart. Die Koloniegründung der dulotischen wie auch der permanent parasitischen Arten ist stets abhängig, wenn auch aufrecht verschiedene Weise. Der Bestand an Arbeiterinnen der Wirtsart wird dadurch gesichert, daß Arbeiterinnen der dulotischen Art benachbarte Nester der Sklavensart überfallen, deren Puppen rauben und ins eigene Nest verbringen. Die dort schlüpfenden Sklavenameisen ordnen sich in das Parasitenvolk ein und versorgen insbesondere die Brut der Parasitenart. Die Königin der Wirtsart wird wie bei den temporären Parasiten in der Regel beseitigt. Als Beispiel sei hier die Amazonenameise *Polyergus rufescens* (Latr.) genannt. Dulosis ist nicht nur bei Formicinen, sondern in noch vielfältigerer Weise auch in der Unterfamilie *Myrmicinae* bekannt. Fakultative Dulosis ist bisher nur bei der Raubameise *Raptiformica sanguinea* (Latr.) nachgewiesen, die in größeren Kolonien auch ohne Sklaven (*Serviformica*) existieren kann.

4. Permanenter Parasitismus

Die parasitische Art lebt ebenfalls ausschließlich und dauernd bei der Wirtsart. In vielen Fällen können Königinnen der Wirtsart in der gemischten Kolonie erhalten bleiben, so daß Arbeiterinnen der Wirtsart weiter aufgezogen werden und gelegentlich sogar Geschlechtstiere, die dann neben den jungen Männchen und Weibchen des Parasiten im Nest heranwachsen. Ist keine Königin der Wirtsart in der gemischten Kolonie, so werden nur wenige Brutgenerationen des Parasiten erzeugt, bis die Wirtsarbeiterinnen ausgestorben sind und die Kolonie zugrunde geht. Häufig ist bei permanenten Parasiten die Arbeiterkaste nur in geringer Zahl vertreten oder fehlt ganz, etwa bei dem bekannten *Anergates atratulus* (Schenck).

B. Die Evolution des Sozialparasitismus und der Dulosis

Die reizvolle und ergiebige Untersuchung der Lebensweise dieser verschiedenen Sozialparasiten, mit der sich nahezu alle Myrmekologen zumindest zeitweise beschäftigt haben, gipfelt seit DARWIN (1859) stets in der phylogenetischen Fragestellung.

Problematisch sind sowohl die Verwandtschaftsbeziehungen der parasitischen Arten zu ihren Wirtsformen als auch die Beziehungen der einzelnen Parasiten untereinander. Diskutiert werden ferner die Ursachen und die Ausgangsbasis für die Entstehung solcher Lebensformen. Die Untersuchungen zur Lebensweise des dulotischen *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.) (BUSCHINGER 1966a, b, 1968), der permanent parasitischen *Leptothorax kutteri* (BUSCHINGER 1965, 1967) sowie

ihrer Wirtsarten aus der Gattung *Leptothorax* gaben Anlaß zu einer Überprüfung der bisherigen Vorstellungen und zur Gestaltung der vorliegenden Arbeit.

a) Bisherige Vorstellungen zur Evolution des Sozialparasitismus

Die einzelnen Autoren bearbeiteten die genannten Probleme, zum Teil wohl durch die Verschiedenheit des jeweils verfügbaren Materials bedingt, unter sehr verschiedenen Aspekten. Es dürfte zweckmäßig sein, die Ergebnisse nach diesen Aspekten gegliedert darzustellen.

1. Die systematischen Beziehungen zwischen Wirts- und Parasitenart

Abgesehen von den oben erwähnten Gastameisen sind parasitische und dulotische Ameisenarten mit ihren jeweiligen Wirtsarten stets recht nahe verwandt. Diese Verwandtschaft wurde schon von WASMANN (1909) und besonders klar von EMERY (1909) formuliert: „Die dulotischen und die vorübergehend wie die dauernd parasitischen Ameisen stammen sämtlich von nahe verwandten Formen ab, die ihnen als Sklave oder Wirtsart dient.“

Damit ist zugleich eine mögliche Deutung der unbestreitbaren morphologischen Ähnlichkeit aller bekannten parasitischen oder dulotischen Ameisen mit ihren Wirtsarten ausgesprochen, der sich ESCHERICH (1917), ARNOLDI (1930), BROWN (1955), CREIGHTON (1927) für *Harpagoxenus americanus*, zum Teil WHEELER (1919), für die permanent parasitischen Arten auch KUTTER (1945, 1950, 1953, 1969), STUMPER und KUTTER (1950, 1951), FABER (1969) u.a. anschließen. Verschiedene Parasitenarten werden auf Grund dieser Erkenntnis sogar in der Gattung der Wirtsarten geführt, so etwa *Leptothorax duloticus* (WESSON 1937), *Leptothorax kutteri* (BUSCHINGER 1965); *L. gößwaldi* und *L. buschingeri* (KUTTER 1967), *Monomorium metoecus* (BROWN und WILSON 1957), *Plagiolepis xene* (STAERCKE 1936 – von FABER 1969 wird diese Art allerdings in eine eigene Untergattung *Paraplagiolepis* gestellt), *P. grassei* (LE MASNE 1956).

Gegen eine solche Aufspaltung rezenter oder fossiler Arten in je eine parasitische und eine Wirtsart wendet sich zuletzt DOBRZANSKI (1965): „The author is not inclined to accept this theory since it is difficult to imagine a natural evolutionary process which could form a fully parasitic (and, therefore, harmful to the species) caste within a species.“ Zufolge DOBRZANSKI ist umgekehrt zu den bisherigen Vorstellungen nahe Verwandtschaft von Wirt und Parasit erforderlich, da Arten, die in Lebensweise und Verhalten stärker differenzieren, nicht in einem gemeinsamen Nest existieren können. DOBRZANSKI nimmt also an, daß Sozialparasiten stets auf ursprünglich selbständige Arten zurückgehen, die dann zur Parasitierung einer verwandten Art übergehen.

Für einen Teil der bekannten Sozialparasiten, nämlich die dulotischen und temporär parasitischen, vertreten KUTTER (1969) und FABER (1969) ebenfalls diese Entstehungshypothese. HAMILTON (1964) nimmt an, daß von zwei allopatrischen Rassen einer selbständigen Art eine als Parasit bei der anderen relativ leicht eindringen kann, etwa im Berührungsgebiet der Areale der beiden Formen (Abb. 1).

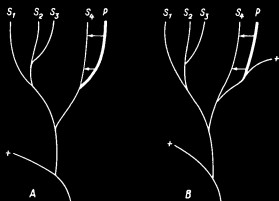


Abb. 1. Bisher vermutete phylogenetische Beziehungen zwischen selbständigen (S) und parasitischen Arten (P). Dicke Linien: Lebensweise abhängig von der mit Pfeil bezeichneten Form. A: Spaltung einer selbständigen in eine Wirts- und eine Parasitenart; B: Übergang einer selbständigen Art zur Parasitierung einer verwandten selbständigen Art oder Rasse

Die Entstehung eines Sozialparasiten innerhalb einer selbständigen Art wird von BUSCHINGER (1965) für die neu entdeckte *Leptothorax kutteri* ausführlicher diskutiert.

Zusammenfassend lassen sich die bisherigen Vorstellungen über systematische Beziehungen zwischen Wirten und Parasiten folgendermaßen charakterisieren: *Die erwiesenermaßen nahe Verwandtschaft von Wirts- und jeweiliger Parasitenart ist entweder Voraussetzung für die Aufnahme parasitischer Beziehungen oder – wahrscheinlicher – in den meisten Fällen auf gemeinsame selbständige Ahnen von Wirt und Parasit zurückzuführen.*

2. Die systematischen Beziehungen der Sozialparasiten untereinander

Vergleicht man die einzelnen sozialparasitischen Arten aller Kategorien nach morphologischen und Verhaltensmerkmalen, so entsteht ein zunächst sehr verwirrendes Bild vor allem durch die Tatsache, daß geradezu identische Verhaltensweisen bei Formen vorkommen können, die nach dem Körperbau sogar in verschiedene Unterfamilien gehören. So sind die Erscheinungsformen der Dulosis, des Sklavenraubes, bei einigen *Strongylognathus*-Arten (*Myrmicinae*) und bei *Polyergus* (*Formicinae*) praktisch gleich. Offenkundig konvergent erworbene Körperbaumerkmale, wie die Säbelkiefer der genannten beiden Gattungen, stehen neben solchen wie dem „Parasitendorn“ ventral am Postpetiolus, der den Gattungen *Doronomyrmex*, *Harpagoxenus*, *Formicoxenus*, *Epimyrma*, *Chalepoxenus* und den parasitischen *Leptothorax*-Arten gemeinsam ist und dem man keine Funktion in der parasitischen Lebensweise zuordnen kann. Eine konvergente Entwicklung dieses Merkmals wird damit unwahrscheinlich.

Die Kernfrage: „Sind alle Sozialparasiten aus ihren heutigen Wirtsarten bzw. aus je einer Wirt und Parasit gemeinsamen Stammform entstanden, oder bestehen zwischen verschiedenen Sozialparasiten des gleichen oder verschiedener Lebensformtypen zumindest teilweise phylogenetische Zusammenhänge?“ kann nicht generell beantwortet werden. Unzweifelhaft gehen die morphologisch einander sehr ähnlichen Arten der Gattung *Epimyrma* mit zugleich sehr ähnlicher Lebensweise auf eine gemeinsame parasitische Stammform zurück. Das gleiche gilt für *Strongylognathus*, obwohl hier schon innerhalb der Gattung ein Übergang von dulotischer Lebensweise (*S. huberi* u. a.) zu permanent parasitischer (*S. testaceus*) vorliegt. Auch die Arten der Gattungen *Harpagoxenus* und *Polyergus* sollten jeweils monophyletisch entstanden sein. Weniger eindeutig sind die Verhältnisse bei den permanenten Parasiten *Anergates atratulus* und *Teleutomyrme schneideri*, beide wie *Strongylognathus* bei *Tetramorium caespitum*. Auch ist bisher nicht geklärt, ob zwischen *Doronomyrmex pacis*, *Harpagoxenus*, *Leptothorax duloticus*, *L. kutteri*, *L. gößwaldi* und *L. buschingeri* etwa engere phylogenetische Beziehungen bestehen als zwischen diesen Arten und ihrer gemeinsamen Wirtsart *L. acervorum*. Immerhin haben *Doronomyrmex*, *L. kutteri* und *Harpagoxenus sublaevis* (die anderen Arten sind nicht darauf untersucht) neben morphologischen Übereinstimmungen, wie dem „Parasitendorn“, auch gegenüber den Wirtsarten eine enorme Vergrößerung der Dufourschen Drüse gemeinsam. Eine Funktion dieser Drüse, die auf die Wirtsart bezogen wäre, ließ sich noch nicht nachweisen. Die vermutete Bedeutung als Erzeugungsort eines Sexuallockstoffes (BUSCHINGER 1968) ist für *Harpagoxenus* naheliegend, bei den anderen Arten fehlen diesbezügliche Untersuchungen.

Sicher ist dagegen, daß die Dulosis der Gattungen *Harpagoxenus*, *Strongylognathus* und bei den Formicinen der Gattung *Polyergus*, wahrscheinlich auch *Rossomyrmex*, jeweils unabhängig voneinander entstand.

Neben der Frage nach den morphologischen Beziehungen zwischen den Sozialparasiten muß in diesem Problemkreis diskutiert werden, wie weit die verschiedenen Verhaltensweisen des temporären und permanenten Parasitismus sowie der Dulosis phylogenetisch ineinander übergehen können. Dieses Problem wurde von WASMANN (1905, 1909, 1910, 1915), FOREL (1923), VIEHMEYER (1910), BRUN (1912), EMERY (1909), GÖSSWALD (1933, 1934, 1938, 1950, 1951), KUTTER (1950, 1953, 1969) u. a. ausführlich erörtert, besonders im Hinblick auf die Gattung *Formica* und ihre näheren Verwandten.

In dieser Gruppe findet sich die folgende Reihe: a) selbständige Koloniegründung und fakultative Polygynie (*Serviformica fusca*), b) Koloniegründung durch Kolonieteilung, obligatorische Polygynie und Unfähigkeit der Jungweibchen zur selbständigen Koloniegründung, so daß sie in alten Nestern ihrer Art Aufnahme finden müssen (*Formica polyctena*), c) abhängige Koloniegründung und temporärer Sozialparasitismus (fakultativ mit Polygynie bei *Formica lugubris* u. a., obligatorisch mit Monogynie bei *F. rufa*), d) abhängige Koloniegründung und fakultative Dulosis (*Raptiformica sanguinea*) und e) abhängige Koloniegründung und obligatorische Dulosis (*Polyergus rufescens*).

Diskutiert werden aus dieser Reihe vor allem zwei Evolutionswege: a) Ab-

leitung der fakultativen Dulosis von *Raptiformica* aus einer räuberischen Lebensweise, wobei zuerst Puppen der heutigen Wirtsarten der Untergattung *Servi-formica* zu Nahrungszwecken geraubt werden, später solche im Überschuß geraubten Puppen im Räubernest schlüpfen und dort als Sklaven bleiben (DARWIN 1859, WHEELER 1919), b) Ableitung der abhängigen Koloniegründung von *F. rufa*¹⁾, *Raptiformica* und *Polyergus* aus der bei der eigenen Art „abhängigen“ Koloniegründung von *F. polycetena*¹⁾ (WASMANN 1901, 1902, 1905, 1908, 1909).

Einigkeit besteht bei allen Autoren darin, daß alle Evolutionswege, sei es über temporären Parasitismus oder über Dulosis oder über beide „Zwischenstufen“ in den permanenten Parasitismus münden (vgl. WHEELER 1919), der als letztes Stadium der Spezialisierung bzw. „Degeneration“ (WHEELER 1919, GÖSSWALD 1950 u. a.) angesehen wird. Am schärfsten wurde diese Vorstellung wohl von KUTTER (1950) formuliert: „Demzufolge ständen die arbeiterinnenlosen, parasitisch lebenden, im übrigen aber kaum nennenswerte degenerative und spezialisierte Merkmale aufweisenden Ameisenarten, von denen oben einige Beispiele aufgeführt sind (*Doronomyrmex*, *Symbiomyrma* – Aut.) am Beginn ihrer Entwicklung; jene arbeiterinnenlosen Arten jedoch, deren Vertreter offensichtlich morphologische Rückbildungen und Anpassungsmerkmale aufweisen (*Anergates*, *Anergatides*, *Teleutomyrmex* usw.) am traurigen Ende einer ausgewogenen

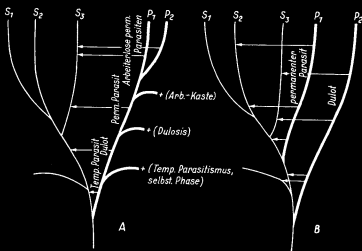


Abb. 2. Verschiedene Möglichkeiten der Evolution von parasitären Verhaltensweisen innerhalb eines Genus oder Tribus: A: Der Parasit durchläuft verschiedene Lebensformtypen (*Strongylognathus testaceus* dürfte so von der Dulosis zum permanenten Parasitismus übergegangen sein). B: Jeder Lebensformtyp entsteht für sich aus einer selbständigen Stammform (z. B. *Harpagoxenus* und *Doronomyrmex*)

¹⁾ Selbstverständlich ist es erst heute nach taxonomischer Klarstellung in der Gattung *Formica* möglich, die schon früher bekannten und alle der „*F. rufa*“ zugeschriebenen Verhältnisse bezüglich Königinnenzahl und Koloniegründung verschiedenen *Formica*-Spezies zuzuordnen.

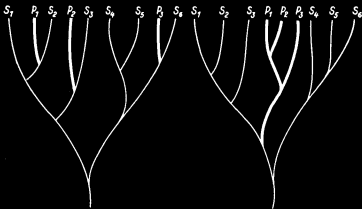


Abb. 3. Extreme Möglichkeiten der phylogenetischen Beziehungen von Sozialparasitenarten und -genera (P) zu den Wirtsgenera (S) und untereinander. Beide Möglichkeiten können durch Beispiele gestützt werden

Entwicklung. Zwischen diesen zwei Extremen müßten alle anderen sozialparasitischen Ameisenarten auf ihren eigenen Pfaden vorwärtsschreitend gedacht werden.“

Zweifellos bestehen also Verwandtschaftsbeziehungen zwischen verschiedenen Arten und Genera von sozialparasitischen Ameisen, doch sind ebenso unzweifelhaft die gleichen Lebensformtypen (*Dulosis*, abhängige Koloniegründung, permanenter Parasitismus) mehrfach, an verschiedenen Stellen und zu verschiedenen Zeiten in der Stammesgeschichte der Ameisen neu entstanden. Diese Tatsache läßt vermuten, daß wenige bestimmte Komplexe im Verhalten der selbständigen Arten besonders leicht zu einer der wenigen Formen des Parasitismus abgewandelt werden können. Für die Fortentwicklung eines Lebensformtyps zum anderen gibt es hingegen nur in wenigen Fällen Hinweise (Abb. 2, 3).

3. „Ursachen“ und Wege der Entstehung des Sozialparasitismus

Zur Frage nach dem „wie“ der sozialparasitischen Entwicklung wurde neben der kausalen leider auch in großem Umfang die teleologische Betrachtungsweise herangezogen.

So stellt ein fertiges Volk oder Nest für ein in Koloniegründung begriffenes Weibchen einen gewissen „Wert“ dar und ist „Anreiz“ zur Usurpation (HAMILTON 1964). WHEELER (1919) nimmt an, daß eine Reihe von Stimuli, etwa temporärer Nahrungsmangel, immer wieder einzelne Individuen einer selbständigen Art veranlassen könnten, zum Parasitismus bei Angehörigen der eigenen Art überzugehen. Einen durch Klimawechsel (bevorzugt wird hier das Pleistozän verantwortlich gemacht) verursachten Nahrungsmangel sieht auch GÖSSWALD (u.a. 1950) als eine mögliche Ursache für den Übergang zum Parasitismus an. Ferner wird das Umgehen oder Abkürzen der gefährvollen Phase der selbstän-

digen Koloniegründung, wo das Weibchen allein auf sich gestellt ist, immer wieder als einer der Hauptfaktoren für die Entstehung von sozialparasitischen Gründungsverfahren genannt (KUTTER 1958, 1969, FABER 1969). Alle diese Faktoren können aber keinesfalls Einzeltiere zum Abweichen von ihrer Verhaltensnorm veranlassen, ebensowenig wie zufällige Vergesellschaftungen von verschiedenen Arten die Selektion parasitischer Verhaltensweisen zu fördern vermögen. Selbstverständlich sind jedoch die o. a. Faktoren geeignet, einem einmal entstandenen Parasiten die Selektionsvorteile zu liefern, auf Grund derer sein Überleben gesichert wird.

Die Entstehung von Sozialparasitismus ohne Einwirkung äußerer Faktoren innerhalb der Wirtsart bzw. innerhalb einer gemeinsamen Stammform der heutigen Wirts- und Parasitenart im Sinne von WASMANN (1909) wird jedoch von KUTTER (1969) und FABER (1969) nur für eine bestimmte Gruppe der bekannten Arten („Kollektiv I“ von KUTTER, „Bettelameisen“ von FABER mit den Arten *Leptothorax kutteri*, *Doronomyrmex pacis*, *Sifolinia*, *Myrmica myrmecoxena*, *Plagiolepis grassei*, *P. xene*, *Aporomyrmex ampeloni* und *A. regis*) angenommen, der die dulotischen und temporär parasitischen Arten gegenüberstehen. Diese sollen durch äußere Umstände gezwungen von der selbständigen zur parasitischen Lebensweise übergegangen sein.

b) Neue Vorstellungen zur Evolution des Sozialparasitismus

Der Verständlichkeit halber scheint es ratsam, einige wichtige, zum Teil schon angedeutete Gedankengänge und Hypothesen scharf formuliert diesem Kapitel voranzustellen, dann erst genauer auszuführen und durch Beispiele zu verdeutlichen. Es sind dies folgende:

1. Grundlegende Hypothesen

a) Sozialparasiten gehen in jedem Fall auf selbständige soziale Vorfahren zurück. Ihre speziellen Verhaltensweisen sind nicht vollständig neue Erwerbungen, sondern lassen sich auf Verhaltensweisen der selbständigen Ahnen zurückführen. Diese Verhaltensweisen sind zu suchen.

b) Sozialparasiten leben bei ihren Wirten in einer biologisch besonderen ökologischen Nische. Sie unterliegen damit nicht der Konkurrenz der sympatrischen selbständigen Arten. Sie unterliegen ferner zum Teil völlig anderen Selektionsfaktoren als diese einschließlich der Wirtsarten.

c) Sozialparasiten schädigen ihre Wirtsart zwar, bei zu starker Schädigung (= Verringerung der Populationsdichte des Wirtes) resultiert eine entsprechende Schädigung des Parasiten selbst und damit Gelegenheit zur Regeneration der Wirtspopulation. Der Parasit wird nie die Wirtsart ganz ausrotten; im Gegensatz etwa zu Konkurrenzverhältnissen zweier selbständiger Arten sind Wirt-Parasitenverhältnisse nach Art eines Regelkreises stabil und dauerhaft.

d) Sozialparasiten können sich auf Verhaltensänderungen der Wirtsart einstellen. Eine beschränkte Co-evolution von Wirt und Parasit ist anzunehmen.

e) Sozialparasiten sind auf Grund der Ausschaltung eines Teils der „normalen“ Selektionsfaktoren in manchen morphologischen und Verhaltensmerkmalen

„lebende Fossilien“. Besonders hoch spezialisierte und daher wohl „alte“ Parasiten sollten reich an plesiomorphen Merkmalen sein. Setzt man nahe Verwandtschaft zu den Wirtsarten voraus, so müssen Parasiten in manchen Merkmalen den ursprünglichen Typus ihrer heutigen Wirtsart repräsentieren.

f) Zum Teil gelten die vorgenannten Hypothesen auch für die Gastameisen, so daß deren Übereinstimmungen mit den Sozialparasiten erklärbar sind.

Auf Grund dieser Gedankengänge und Schlüsse, die sich bisher allenfalls in Ansätzen in der myrmekologischen Literatur finden, entsteht die folgende Vorstellung von der Evolution des Sozialparasitismus:

Ausgehend von *einigen wenigen Bedingungen* des sozialen Insektenlebens entstanden und entstehen noch in den relativ ursprünglichen Ameisengruppen Sozialparasiten *innerhalb* selbständiger Arten. Je nach Ausgangsbasis und Weiterentwicklung der Wirtsformen werden dies temporäre, permanente oder dulotische Arten, mit oder ohne Arbeiterinnen. Abhängig vom Alter dieser Aufspaltung einer ursprünglich selbständigen Art konserviert der Parasit die Eigenschaften der Stammform, die seiner neuen Lebensweise nicht schaden, und entwickelt Anpassungen an die jeweilige parasitische Lebensweise, wie auch an Eigenschaften, die seine Wirtsart neu erwirbt. Die Aufspaltung könnte grundsätzlich schon im Übergangsfeld solitär-sozial erfolgt sein, so daß der Parasit dann *primär* arbeiterlos sein könnte; es ist jedoch äußerst unwahrscheinlich, daß aus dieser Zeit noch Sozialparasiten erhalten sind.

Aufspaltung der Wirtsform in weitere Species, Subspecies oder Rassen beantwortet der Parasit entweder mit einheitlicher „Nutzung“ der verschiedenen Wirtsformen zusammen (*Harpagoxenus*, *Polyergus*), mit eigener Speziation und Aufspaltung (*Epimyrma*) oder mit Spezialisierung auf eine der Wirtsformen (evtl. *Anergates*, *Doronomyrmex*), so daß andere auf diese Weise von der Parasitierung frei werden können.

Die genannten Vorgänge laufen unabhängig von äußeren Faktoren wie Klimaschwankungen usw. dauernd ab, doch entstehen innerhalb vieler Gattungen Mechanismen und Verhaltensweisen, die einer solchen Entstehung von Sozialparasiten entgegenwirken; besondere Bedeutung dürfte dabei den Verfahren zur Sicherung der Monogynie zukommen (BUSCHINGER 1967).

2. Fakultative Polygynie als Ausgangspunkt der Evolution von Sozialparasiten

Die Lebensweise von *Leptothorax kutteri* (BUSCHINGER 1965, 1967) hat gezeigt, daß ein permanenter, arbeiterloser Parasit innerhalb seiner Wirtsart (oder einer früheren Form der Wirtsart) allein unter der Voraussetzung der Polygynie dieser Wirtsart entstanden sein könnte: In Kolonien obligatorisch oder fakultativ polygyner Arten (BUSCHINGER 1967) können Jungköniginnen, die Ausfallmutationen tragen, d. h. vielleicht die Fähigkeit zur Differenzierung einer Arbeiterkaste verloren haben und damit bei der selbständigen Koloniegründung versagen müssen, Aufnahme finden und, neben den normalen Königinnen lebend, sich fortpflanzen. Ihre Brut wird von den Arbeiterinnen der anderen Königinnen aufgezogen (vgl. KUTTER 1953, 1969). Das mutierte Genom kann in der ursprüng-

lichen Population für lange Zeit mitgeschleppt und sogar mit dem normalen verkreuzt werden, ohne daß es für die betroffene Art größeren Nachteil bringt. Kommt jedoch, sei es durch eine zweite Mutation, sei es durch pleiotrope Wirkung des zuerst mutierten Gens, eine genetische Isolierung, etwa durch zeitliches Auseinanderrücken des Schlüpftermins mutierter und nicht mutierter Geschlechtstiere, hinzu, so ist im Prinzip schon ein Sozialparasit entstanden. Weitere „Verbesserungen“ seiner Ausrüstung für die parasitische Lebensweise werden sich einstellen. Einer der wichtigsten Schritte dürfte die Aufgabe der Versuche zur selbständigen Koloniegründung sein: Parasitenweibchen, die nach der Begattung sich nicht von jeder günstigen Nische zum Koloniegründungsversuch „verleiten“ lassen (Ausfallmutation im AAM „Nistgelegenheit“), sondern so lange umherlaufen, bis sie eine Kolonie der Wirtsart gefunden haben, sind eindeutig im Vorteil.

Der hier diskutierte Weg der Entstehung eines Sozialparasiten hat den Vorteil, daß über *wenige, funktionsfähige Zwischenstufen*, die sich nur durch vorstellbare Einzelmutationen, evtl. sogar nur durch Ausfallmutationen, unterscheiden, ein Stadium erreicht wird, wie es einige der „primitivsten“ Sozialparasiten repräsentieren. Die Schwierigkeiten, die sich aus dem Übergang einer selbständigen Art zum Eindringen bei einer fremden Art ergeben, sind dabei umgangen.

Die vergleichende Untersuchung verwandter *Leptothorax*-Arten (BUSCHINGER 1967) ergab, daß die Steuerung der Mono- und Polygynie in sehr differenzierter Weise von Art zu Art verschieden erfolgt. Deutlich wurde dabei, daß Arten mit strenger „obligatorischer Monogynie“ einem Parasiten nach Art von *L. kutteri* weder als Ausgangs- noch als Wirtsart dienen können.

Setzen wir nun die Polygynie, besonders die schon von BISCHOFF (1927) als ursprünglich erkannte, von BUSCHINGER (1967) genauer untersuchte fakultative Polygynie, als einen der gesuchten Verhaltenskomplexe ein, die mit der Evolution des Sozialparasitismus in kausalem Zusammenhang stehen, so sind eine Reihe überraschend einfacher Ableitungen parasitischer Verhaltensweisen möglich. Eine gewisse Berechtigung zu diesem Verfahren gibt uns die Tatsache, daß eine weit überwiegende Anzahl von permanenten Sozialparasiten selbst fakultativ polygyn ist, also von einer polygynen Stammform her noch dieses Merkmal haben könnte (z. B. *Anergates*, *Teleutomyrmex*, *Doronomyrmex*, *Leptothorax kutteri*, *Plagiolepis xene*). Unabhängig davon kann natürlich die Wirtsart inzwischen selbst monogyn geworden (*Tetramorium caespitum*) oder noch polygyn sein (*Leptothorax acervorum*, *Plagiolepis pygmaea*). Auch dulotische Arten (*Raptiformica*, *Polyergus*, *Harpagoxenus*) haben zumindest oft polygyn Wirtsarten.

3. Entstehung und Weiterentwicklung permanenter Parasiten

Wenn die ursprünglich fakultativ polygyn Wirtsart in einem Parasitenverhältnis nach Art von *L. kutteri* etwa zur Monogynie übergeht, d. h. mehr und mehr die polygynen Populationen durch monogyn ersetzt werden, so wird der Parasit vernichtet, wenn er nicht rechtzeitig bei diesem sicher äußerst langsamen Vorgang, der auch nicht die gesamte Wirtsart umfassen muß, Anpassungen ent-

wickelt. Ein Weg einer solchen Anpassung wäre der, selbst Mechanismen zur „Sicherung der Monogynie“ (BARONI URBANI 1966, BUSCHINGER 1967) zu „erfinden“, d.h. in der Art von *Epimyrma gößwaldi* die „zusätzliche“ Königin, die der Wirtsart, zu töten. Gerade die Gattung *Epimyrma* bietet für diesen Vorgang wie auch für die erwartete „Co-evolution“ von Wirt und Parasit eine Reihe von eindrucksvollen Beispielen:

Epimyrma ravouxi André tötet das Wirtsweibchen nicht, verkörpert also vielleicht (wenn die Beobachtungen sich auf begattete Weibchen von Wirt und Parasit beziehen!) „noch“ den Typ von *L. kutteri*. Die Abwehrreaktionen der Wirtsart *Leptothorax unifasciata* gegen „zusätzliche Weibchen“ (Monogynieregulation) mag sie dadurch umgehen, daß ihr die Auslöser für das Tötungsverhalten der Wirtsart fehlen. Vielleicht lebt sie auch in einer Population von *L. unifasciata*, die noch nicht so streng monogyn ist wie die, bei der *Ep. gößwaldi* vorkommt.

Epimyrma gößwaldi Menozzi und *Ep. vandeli* Santschi gelangen unter gewissen „Zeremonien“ gegenüber den Arbeiterinnen ins Wirtsnest und töten dort die Königin. *Ep. vandeli* drängt sich dabei den Arbeiterinnen der Wirtsart unter Kämpfen auf – ein Hinweis auf eine mögliche Beteiligung der Arbeiterinnen an der Monogynieregulation der Wirtsart, wie sie bei *L. unifasciata* nachgewiesen wurde.

Epimyrma stumperi Kutter lebt bei einer fakultativ polygynen *Leptothorax nigriceps* (?¹), deren Königinnen sie der Reihe nach tötet. Hier wäre zu überlegen, ob *Ep. stumperi* nicht zeitweilig bei einer monogynen Population oder Subspecies ihrer Wirtsart lebte, dort die Monogynieregulation „erfinden“ mußte und später wieder zu der noch polygynen Hochgebirgsform des Wirtes gelangte.

Leider weiß man von den übrigen der bisher 10 bekannten *Epimyrma*-Arten zu wenig, um die hier vertretene Vorstellung weiter zu stützen.

4. Entstehung und Weiterentwicklung dulotischer Arten

Nicht nur in der Diskussion um die Entstehung der permanenten Parasiten hat sich die Berücksichtigung des Komplexes Monogynie–Polygynie als fruchtbar erwiesen; auch bei den dulotischen Arten finden sich Verhaltenselemente, die zwanglos von Verhaltensweisen selbständiger, polygynen Ahnen abgeleitet werden können. Ein Versuch wurde in dieser Richtung schon von WASMANN (1901 bis 1910) für die Gattungsgruppe *Formica*–*Raptiformica*–*Polyergus* unternommen.

Die Möglichkeit der Kolonieteilung, d.h. Gründung neuer Kolonien durch Jungweibchen unter Mithilfe von Arbeiterinnen des Stammnestes, wird bei vielen, möglicherweise allen polygynen Arten genutzt.

Dieser Vorgang umfaßt im wesentlichen den Auszug von jungen (gelegentlich auch alten) Königinnen, die im Mutternest oder in dessen Nähe begattet, vielleicht auch von einer anderen Kolonie zugeflogen sind, zusammen mit Arbeiterinnen und oft auch Brut. Bei den Waldameisen erfolgt dieser Auszug nicht etwa wie bei der Honigbiene in einem Schwarm, der das Stammnest verläßt und nie

¹) Die systematische Stellung dieser in den Alpen weit verbreiteten Art ist noch nicht endgültig geklärt.

wieder dorthin zurückkehrt. Die Gründung der Tochterkolonie dauert vielmehr Tage oder Wochen, während derer auf dem Verbindungsweg zwischen den beiden Nestern Transporte von Brut und Weibchen sogar in beiden Richtungen erfolgen. Dieses System beinhaltet viele Möglichkeiten: Aufgabe der Tochterkolonie und Rückkehr ins Stammnest, Aufgabe des Stammnests und völlige Übersiedlung ins Tochnest oder saisonalen Nestwechsel wie bei *Formica pratensis*, um nur einige zu nennen.

Von hier aus wäre leicht ein Weg denkbar, der zu den bekannten Formen von Dulosis führen könnte: Die Transportmechanismen für Brut, vor allem Puppen, und Imagines sind vorhanden. Wie weit in stark polygynen Arten wie etwa *Formica polyctena* alle Königinnen über die gleichen genetischen Voraussetzungen für die Erzeugung von Arbeiterinnen und Geschlechtstieren in *ausgewogenem* Verhältnis verfügen, ist unbekannt. Beobachtungen über „Herkünfte“, d.h. Populationen, die sich durch besonders großen oder geringen Volksreichtum auszeichnen, sind bei den Arbeiten zum Einsatz der Roten Waldameise in der biologischen Schädlingsbekämpfung bekannt geworden (GÖSSWALD 1957, 1962). Sie lassen auf derartige genetische Unterschiede schließen.

Ein Genotyp mit geringerer Arbeiterproduktion kann sich aber, verbunden mit einer mehr oder weniger ausgeprägten genetischen Isolierung, dann halten, wenn die Arbeiterinnen das Koloniegründungsverfahren durch Aufspaltung ausweiten und über längere Zeit, evtl. über Jahre, Nachschub von Arbeiterpuppen aus den volkreicheren Nestern des Kolonialverbandes holen. Von hier aus mag die Spezialisierung weitergehen: Der Widerstand von weniger „vertrauten“ Zweignestern des Kolonieverbandes wird gewaltsam gebrochen oder durch Methoden der „Eudulosis“ (KUTTER 1957) umgangen. Nach vollständiger genetischer Isolierung wird dann weiterhin die Koloniegründung bei der Ausgangs- und nunmehrigen Wirtsform erfolgen, den Nachschub an Arbeiterinnen müssen benachbarte Kolonien der Wirtsart stellen. Für die Entwicklung spezialisierter Koloniegründungsverfahren mit Tötung oder Vertreiben von Königinnen, zum Teil auch Arbeiterinnen (*Harpagoxenus*) der Wirtskolonien dürfte ähnlich wie bei den permanenten Parasiten der wachsende Widerstand der Wirtsarten – verbunden mit der Auseinanderentwicklung von Wirt und Parasit – verantwortlich sein.

Da neben der Spezialisierung der parasitischen Arten auch eine Fortentwicklung der Wirtsarten erfolgen muß, kann man sich durchaus die Entstehung so großer morphologischer Unterschiede wie zwischen *Polyergus* und *Serviformica* oder *Harpagoxenus* und *Leptothorax* vorstellen.

5. Entstehung und Weiterentwicklung temporärer Parasiten

Unlösbar verbunden mit der Dulosis wie auch dem permanenten Parasitismus ist die abhängige Koloniegründung. Sie ist jedoch nicht immer der Beginn eines permanenten Parasitismus oder einer Dulosis, sondern führt bei den temporären Parasiten, etwa manchen *Lasius*-Arten, zu einer selbständigen, oft monogynen (*Lasius* spp., *Formica rufa*) Kolonie. Aber auch dieser temporäre Parasitismus hat eng Beziehungen zur Polygynie: Grundsätzlich dürfte das Eindringen der begatteten Parasitenweibchen bei der Wirtsart der Aufnahme bei der ursprüng-

lich polygynen Stammform beider Arten entsprechen. Besonders in der hier als Beispiel herangezogenen Gattung *Lasius* wurde jedoch schon frühzeitig eine Entwicklungsrichtung hin zur Monogynie, zu volkreichen Kolonien und zu großen Weibchen mit der Fähigkeit zur Koloniegründung unter Abschluß von der Umwelt eingeschlagen.

In den ursprünglichen, fakultativ polygynen Populationen mögen dagegen Weibchen vorhanden gewesen sein, die überhaupt nicht mehr selbständig eine Kolonie gründen konnten (vgl. *Formica polyctena*!) und darauf angewiesen waren, in Kolonien ihrer Art unterzukommen. Es ist vorstellbar, daß Königinnen mit solchen Eigenschaften auch in Nachbarnpopulationen geraten, in denen sie zwar Aufnahme finden, mit denen sie sich aber nicht mehr frei kreuzen können (vgl. Hypothese von HAMILTON 1964). Wenn unter solchen Bedingungen die Wirtsform eine Monogynieregulation entwickelt, wird das Eindringen der abhängig koloniegründenden Form immer schwieriger. Während die Entwicklung zur Monogynie vielleicht unter anderem die Abwehr von parasitischen Königinnen ermöglicht (BUSCHINGER 1967), könnte sie so auf der anderen Seite die Parasiten zur „Erfindung“ von Mechanismen „zwingen“, die das Eindringen bei der Wirtsart erleichtern.

Wie diese Mechanismen geartet sind, darüber wissen wir noch recht wenig. Hinweise finden sich jedoch in einer Reihe von Untersuchungen und bei mehreren Arten:

Lasius umbratus (Nyl.) (verschiedene ssp.): Das begattete Jungweibchen packt sich eine Arbeiterin von *Lasius niger* (L.) an deren Nesteingang, schleppt sie weg und zerbeißt sie (CRAWLEY 1909, GÖSSWALD 1938, HÖLLDOBLER 1953). Danach dringt sie in das Nest ein und wird allmählich mehr und mehr von den *niger*-Arbeiterinnen gepflegt, die ihre eigene Königin vernachlässigen und schließlich töten.

Lasius reginae Faber: Diese mit der länger bekannten *Lasius carniolicus* verwandte Art gründet ihre Kolonien ähnlich wie *L. umbratus*, aber das Jungweibchen tötet die Wirtskönigin (*L. alienus*) selbst.

Für weitere, sicher parasitisch gründende *Lasius*-Arten werden ähnliche Verhaltensweisen vermutet. Es fällt nicht schwer, das Töten der *niger*-Arbeiterin als möglicherweise ritualisierten Rest eines kämpferischen Eindringens zu betrachten, wobei ursprünglich der Widerstand der sich gegen eine „zusätzliche Königin“ wehrenden Arbeiterinnen gebrochen werden mußte. Nach den Versuchen von HÖLLDOBLER (1953) kann sich das *L. umbratus umbratus*-Weibchen auch an der Tötung der *niger*-Königin selbst beteiligen. Ähnlich kann das Töten der *alienus*-Königin durch das *reginae*-Jungweibchen ein Verhalten sein, das der normalen Monogynieregulation entspricht.

Schwieriger als diese Kampfverhaltensweisen ist die Vernachlässigung oder gar Tötung der *niger*-Königin durch ihre eigenen Arbeiterinnen in Gegenwart der *umbratus*-Königin zu verstehen. Ein faszinierender Gedanke hierzu ist die Vorstellung, daß der Parasit die Monogynieregulation des Wirtes für sich nutzt: Das Parasitenweibchen ist entweder attraktiver als die Wirtskönigin (Exsudate und häufiges Beleckwerden der Parasitenweibchen legen dies nahe), oder es hat

weniger Auslöser für das Monogyniesicherungsverhalten der Arbeiterinnen. In beiden Fällen, die auch kombiniert sein können, stehen die Arbeiterinnen der Wirtsart vor der Situation „mehr als ein Weibchen im Nest“. Sie „entscheiden“ nach bisher nicht bekannten Auslösemerkmalen, welches der beiden der Regulation zum Opfer fallen muß.

Ein größeres Problem stellt in diesem Zusammenhang die Ableitung der Verhaltensweisen der fakultativ temporär parasitischen *Formica*-Arten dar. Besondere Bedeutung kommt den Beobachtungen von WHEELER (1904, 1905, 1909), WASMANN (1906), GÖSSWALD (1941, 1951) und KUTTER (zuletzt 1969) bei der Gattung *Formica* zu: Von allen polygynen *Formica*-Arten außer *F. polyctena* können begattete Jungweibchen „wahlweise“, d. h. je nach Angebot, entweder in einer Kolonie der eigenen Art Aufnahme finden oder bei einer der *Serviformica*-Arten parasitische Koloniegründung betreiben.

Nimmt man wiederum fakultative Polygynie bei der Ausgangsform sowohl der *Formica*- als auch der *Serviformica*-Arten an, so hat sich diese Polygynie bei den Wirtsarten aus der Untergattung *Serviformica* erhalten, bei den Arten der Untergattung *Formica* ging die Fähigkeit zur Koloniegründung durch einzelne Weibchen allein verloren. Die Fähigkeit, über die sich entwickelnden Art- und Untergattungsgrenzen hinweg *weiterhin* bei den anderen Abkömmlingen der gemeinsamen Stammform zum Zweck der Koloniegründung einzudringen, bot vor allem bei der Fernverbreitung und Besiedlung neuer Biotope Selektionsvorteile genug, um die Erhaltung dieser Eigenschaft zu gewährleisten. Hier kann man das Pleistozän mit seinem mehrfachen Klimawechsel, der stets zu erheblichen Arealverschiebungen bei den Formiciden geführt haben dürfte, als einen Faktor ansehen, der die fakultative abhängige Koloniegründung der *Formica*-Arten zwar nicht induziert hat, aber in jüngster Zeit nochmals starke Selektion zugunsten ihrer Erhaltung bewirkte. Die daneben stark ausgebaute dichte Besiedlung großer Flächen durch Zweigkolonien, basierend auf der Polygynie (Koloniegründung bei der eigenen Art) ist nur bei *Formica rufa* ganz oder teilweise (es gibt polygyne Populationen, die nach der Chaetotaxonomie zu *F. rufa* gehören) verlorengegangen, *F. polyctena* hat dagegen wohl die Fähigkeit zur Nutzung der *Serviformica*-Arten verloren und ist auf die Vermehrung über Zweignestbildung angewiesen.

Die Forderung nach Ableitung der parasitischen Verhaltensweisen von normalsozialen kann also immer erfüllt werden, wenn man eine fakultative Polygynie der Stammform annimmt. Sowohl temporär als auch permanent parasitische und dulotische Verhaltensweisen sind hieraus über funktionsfähige Zwischenstufen zwanglos abzuleiten, ohne daß „Großmutationen“, „Mutationslawinen“ (ARNOLDI 1930) o. dgl. erforderlich sind: Die Parasiten entwickeln sich in derselben Weise wie normale Arten sich fortentwickeln, durch allmählichen Ersatz eines Genotyps durch einen anderen.

c) Leistungsfähigkeit der neuen Hypothesen gegenüber ungeklärten Problemen

a) Alle permanenten, aber nicht dulotischen Parasiten, die eine Arbeiterkaste besitzen, haben Arbeiterinnen in geringer Anzahl (z. B. *Epimyrmica gößwaldi*,

E. stumperi, *Strongylognathus testaceus*). Ferner sind diese Arbeiterinnen dem Vollweibchen sehr viel ähnlicher als bei den verwandten selbständigen Arten, d. h. der Kastendimorphismus ist wenig ausgeprägt. Die Arbeiterinnen wirken, auch in ihrer inneren Organisation, wie Interkasten. Der Deutung, daß die Arbeiterkaste „degeneriert“ sei (GÖSSWALD 1930, 1933, 1950) oder auf dem Wege zur „Umzüchtung“ zu Vollweibchen, steht entgegen, daß für eine solche Entwicklung eine große Anzahl von Mutationsschritten notwendig wäre, die nicht ausreichend funktionsfähige Zwischenstufen lieferten. Näher liegt die Erklärung, daß bei allen diesen Parasiten die Arbeiterkaste *noch* undifferenziert ist. Sie erinnert in Zahl, Polymorphismus und morphologischen Details stark an die Verhältnisse, wie man sie in den Anfängen sozialen Lebens und bei primitiv sozialen Formen annehmen muß. Auch Gastameisen wie *Formicoxenus nitidulus* und *Leptothorax emersoni* lassen sich hier als Stütze für die genannte Deutung anführen: Trotz gänzlich anderer Lebensweise als die der echten Parasiten haben diese Arten eine Arbeiterkaste, die alle Übergänge von der Königin bis zur „normalen“ Arbeiterin umfaßt. Diese Tatsache widerlegt auch die Vermutung von BONDROIT (1931), wonach durch die Ernährung der Parasitenlarven durch vielleicht trophisch potentere Wirtsarbeiterinnen eine Teildetermination der Arbeiterinnenlarven hin zum Weibchen erfolgen könnte: Bei *Formicoxenus* und *L. emersoni* ernähren die Gastameisen ihre Larven selbst.

b) Ein morphologisch interessantes Problem stellt die Konstruktion des Hinterleibsstielchens dar: Bei *allen* Parasiten unter den Myrmicinen ist der Postpetiolus breiter und massiger als bei den selbständigen Arten. Es ist dies geradezu ein Merkmal für parasitische Ameisen. Selbst bei den Formicinen haben *Lasius carnolicus* und besonders *Polyergus* eine auffällig dicke und massige Schuppe (Abb. 4). Eine ähnlich gestaltete Schuppe wie *Polyergus* hat die selbständige Gattung *Cataglyphis*, die ökologisch hochspezialisiert ist auf Trockengebiete und sogar Wüsten!

c) Weiterhin weisen viele Myrmicinen-Parasiten ventral am Petiolus und besonders am Postpetiolus ausgeprägte Kiele, Zähne oder Dornen auf; auch diese sind bei *Formicoxenus* vorhanden. Eine funktionelle Deutung dieser besonderen Stielchenkonstruktion der Parasiten und der Gastameisen als Anpassung an ihre ja so unterschiedliche Lebensweise ist bis heute nicht möglich. Bedenkt man aber, daß die Stielchensegmente sich von ganz normalen Hinterleibsegmenten ableiten, so wären bei der Entwicklung zu den Konstruktionen der heutigen selbständigen Arten durchaus Übergangsstadien denkbar in der Form, wie sie einige Sozialparasiten belegen (Abb. 4).

d) Ein weiterer Hinweis auf die angenommene Konservierung plesiomorpher Merkmale bei sozialparasitischen Ameisen findet sich bei GÖSSWALD (1953): Das Ganglion 7, das Postpetiolusganglion, liegt bei *Teleutomymex scheideri* im Postpetiolus, bei anderen Ameisen im 1. Gastersegment. Gerade derartige Merkmale sind besonders beweiskräftig, liegt doch wohl kein Selektionsvorteil etwa in einer Rückverlegung dieses Ganglions in den Postpetiolus. Gedeutet wird diese Eigentümlichkeit von GÖSSWALD allerdings als apomorph und als Beginn eines Vorrückens der Ganglien zum Thorax hin.

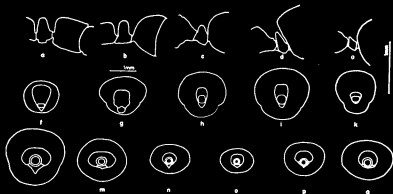


Abb. 4. Vergleich der Schuppen bzw. Postpetioli selbständiger ursprünglicher (*Ponera*), abgeleiteter (*Lasius niger*, *Plagiolepis*, *Leptothorax acervorum*) und parasitischer bzw. Gastameisen (*Formicoxenus*)

Obere Reihe: Seitenansicht der Schuppe, mittlere Reihe: Frontalansicht der in das erste Gastersegment projizierten Schuppe von: *Ponera coarctata* ♀ (a, f), *Polyergus rufescens* ♂ (b, g), *Lasius carnolicus* ♀ (c, h), *Lasius niger* ♂ (d, i), *Plagiolepis pygmaea* ♀ (e, k); untere Reihe: In das erste Gastersegment projizierter Postpetiolus von: *Harpagoxenus sublaevis* ♂ (l), *Chalepoxenus spec.* ♂ (m), *Formicoxenus nitidulus* ♀ (n), *Epimyrma stumperti* ♀ (o), *Leptothorax kutteri* ♀ (p), *Leptothorax acervorum* ♀ (q)

e) Oft wurde die Kleinheit der sozialparasitischen Weibchen (Ausnahme: Duloten!) gegenüber den Weibchen der Wirtsarten als Anpassung an die Lebensweise gedeutet. Auch diese „Microgynie“ (bei vielen temporären und permanenten Parasiten sind die Weibchen kaum größer als ihre Arbeiterinnen) läßt sich als plesiomorph deuten: Die Parasiten hatten Vorteile daraus, daß sie viele kleine Weibchen erzeugten; sie waren nicht wie ihre Wirtsarten gezwungen, große, mit Reservestoffen für die Koloniegründung vollgepackte Königinnen zu entwickeln. Für genügende Brutlieferung war es offenbar zweckmäßiger, die parasitischen Weibchen mit der Fähigkeit zu extremer Physogastrie auszurüsten (*Teleutomyrmex*, *Anergates*, *Lasius carnolicus* und *L. reginae*). Auffallenderweise ist die Größendifferenz zwischen Wirts- und Parasitenweibchen besonders groß, wo die Wirtsart eine hochspezialisierte Monogynie oder zumindest großen Kastendimorphismus entwickelt hat (*Tetramorium*, *Lasius*, *Plagiolepis*, *Leptothorax* s. str.). Die phylogenetische Vergrößerung der Wirtsweibchen ist in fast allen Fällen dadurch belegt, daß die zugehörigen Männchen als das „konservativere Geschlecht“ klein geblieben sind (ESCHERICH 1917, WHEELER 1907, BERNARD 1950, MICHENER 1961), bei den parasitischen Arten sind Männchen, Arbeiterinnen und Weibchen ziemlich gleich groß.

f) Auch einige mit der parasitischen Lebensweise nicht direkt zusammenhängende, aber bei Parasiten im allgemeinen abweichende Verhaltensweisen müssen darauf überprüft werden, ob die Besonderheiten adaptiv oder plesiomorph sind. Hierher gehört der gesamte Komplex des Sexualverhaltens. Auf-

fallend oft wurde bei Sozialparasiten, besonders bei den permanenten, Nestbegattung beobachtet. Ein Hochzeitsschwarm fehlt also. Allenfalls fliegen die Weibchen nach der Begattung weg. Vielfach fehlt auch den Weibchen oder Männchen das Flugvermögen ganz; ergatoide, also ursprünglich flügellose Weibchen sind sowohl bei Myrmicinen (*Harpagoxenus*) als auch bei Formicinen (*Polyergus*, *Aporomyrmex*) zum Teil neben vollgeflügelten Königinnen die Regel.

Dies alles steht im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den meisten selbständigen Arten, die in großen Hochzeitsschwärmen oft in der Luft kopulieren und Mechanismen gegen Adelphogamie zumindest im oder in der Nähe des Nestes zu besitzen scheinen.

Dennoch muß man diese Besonderheiten des Sexualverhaltens bei Sozialparasiten nicht alle als apomorph auffassen: Adelphogamie kann in polygynen Kolonien sowohl selbständiger als auch parasitischer Arten zwar vorkommen, ihre Auswirkungen werden aber abgeschwächt dadurch, daß ja Weibchen verschiedener Herkunft im Nest sind, die jungen Geschlechtstiere also nicht alle Geschwister sein müssen. In den als ursprünglich erachteten fakultativ polygynen Sozietäten waren Mechanismen zur Verhinderung von Geschwisterbegattung nicht erforderlich, sie werden erst mit dem Übergang zur Monogynie notwendig. Auch die Nestbegattung bei polygynen Sozialparasiten ist somit aus ihrer Abstammung von polygynen Vorfahren erklärbar.

g) Bei *Anergates*, *Teleutomyrmex* und *Harpagoxenus* kann ein Männchen nachweislich mehrere Weibchen erfolgreich begatten. Mehrfache Kopula eines Männchens ist überall da möglich, wo die Nachkommenschaft der Weibchen gering ist, also bei primitiven, selbständigen Arten mit volkarmen Kolonien und bei Sozialparasiten mit wenigen oder ohne Arbeiterinnen. Einmalige Begattungsfunktion der Männchen ist erst bei vor allem monogynen Ameisenarten mit volkreichen Kolonien, großer jährlicher Geschlechtstierproduktion und synchronisierten Hochzeitsschwärmen von Vorteil: Die Weibchen werden mit ausreichenden Spermamassen versehen, um wieder große Kolonien zu erzeugen (vgl. HASKINS und ENZMANN 1938). Noch weiter in dieser Richtung ist ja die Honigbiene entwickelt, die auf den Hochzeitsflügen von mehreren Drohnen begattet wird (TRJASKO 1956, WOYKE 1960) und so die Spermamenge erhält, die für den Unterhalt einer volkreichen Kolonie mit raschem Umsatz kurzlebiger Arbeiterinnen notwendig ist. Wiederum könnten also die Sozialparasiten diese Eigentümlichkeit im Begattungsverhalten als plesiomorphes Merkmal konserviert und allenfalls verstärkt haben.

Leider ist über das Begattungsverhalten von Ameisenarten mit kleinen Kolonien und geringer Geschlechtstierproduktion noch viel zu wenig bekannt. Man weiß nur, daß manche *Leptothorax*-Arten (z. B. *L. carinthiacus* Bernard) am Boden im Laufen kopulieren. Auch Ponerinen kopulieren nach HASKINS und ENZMANN (1938) am Boden, ein „dispersion flight“ schließt sich an. Generell fehlt ein Schwarmflug bei individuenarmen Arten der Gattungen *Leptothorax*, *Myrmecina* und *Stenamma* zufolge VIEHMEYER (1911).

Mechanismen, die das Auffinden der Weibchen durch die Männchen fördern, sind überall da zu erwarten, wo nicht obligatorische Nestbegattung erfolgt. In

diesem Zusammenhang könnte das „Locksterzeln“ der ergatoiden *Harpagoxenus*-Weibchen vielleicht ebenfalls als plesiomorph gewertet werden, so nahe der Gedanke liegt, es handle sich um eine Kompensation für den fehlenden Hochflug – dieser fehlt jedoch bei verwandten selbständigen Arten auch.

Das Vorkommen ergatoider Weibchen selbst muß wiederum kein apomorphes Merkmal mancher Sozialparasiten sein: Sie kommen sowohl bei den nahezu selbständigen Gastameisen *Leptothorax emersoni* und *Formicoxenus nitidulus* vor als auch bei völlig selbständigen Arten wie *Myrmecina graminicola*. In einer ursprünglichen, polygynen Sozietät mit unscharfen Kastengrenzen dürften neben den Vollweibchen auch eine Reihe von Übergangsformen zur Arbeiterin regelmäßig begattet worden sein (BERNARD 1950). Für solche Arten war es ebenso wie für die Sozialparasiten von Vorteil, wenn ein Teil ihrer reproduktiven Weibchen für die Fernverbreitung flugfähig war, ein anderer Teil aber für die Erhaltung der Art im günstigen Nahbereich, bei Parasiten in der Population der Wirtsart, sorgen konnte.

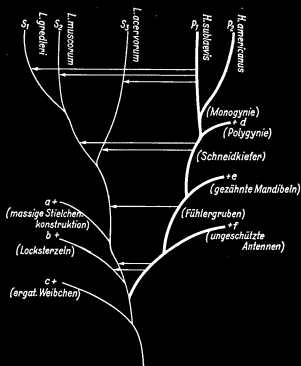


Abb. 5. Mögliche Evolution eines Wirt-Parasit-Verhältnisses unter Berücksichtigung der neuen Hypothesen. Als Beispiel sind willkürlich ausgewählte Merkmale von *Harpagoxenus* und *Leptothorax* (*Mychothorax*) eingetragen. a, b, c: Mit ihren selbständigen Trägern ausgestorbene Merkmale, die beim Parasiten erhalten sind, da er nicht in Konkurrenz zu anderen selbständigen Arten lebte. Bei den Wirtsarten wurden sie durch „moderne“ Konstruktionen ersetzt. d, e, f: Ausgestorbene ursprüngliche Merkmale, die durch die parasitische Lebensweise fördernde Eigenschaften ersetzt wurden

Neben all diesen hier als plesiomorph aufgefaßten Merkmalen, deren Auftreten bei systematisch weit voneinander entfernten parasitischen Arten bisher als rätselhaft erschienen war, weisen die Sozialparasiten natürlich sehr viele eindeutig apomorphe Züge auf, so etwa die Säbelkiefer von *Polyergus* und *Strongylognathus*, deren sicher konvergente Entwicklung erstaunlich genug ist. Auch die Schneidkiefer von *Harpagoxenus* und seine Fühlergruben sowie das Fehlen des Stachelapparates bei *Anergates* (MEYER 1955) wären hier zu nennen neben vielen anderen Merkmalen.

Generell muß jedoch angenommen werden, daß die meisten bekannten Sozialparasiten sehr „alte“ Formen sind, d. h. daß der Zeitpunkt der Abspaltung von ihrer Stammform sehr weit zurückliegt, weiter als die „Entstehung“ der heutigen selbständigen Arten ihrer Wirtsgenera (Abb. 5).

C. Schluß

Die vorgelegten Hypothesen stellen in erster Linie einen Diskussionsvorschlag dar – phylogenetische Betrachtungen sind ja immer spekulativ –, doch können damit eine große Anzahl bisher völlig unerklärlicher Tatsachen befriedigend interpretiert werden. Konsequenzen dürften sich vor allem für die Systematik der Gruppen ergeben, die viele Sozialparasiten enthalten. So zeigt sich etwa, daß im Tribus Leptothoracini die Parasitengenera *Epimyrma* und *Chalepoxenus* (bei Arten des SG *Leptothorax*), die Genera *Harpagoxenus* und *Doronomyrmex*, die Species *Leptothorax* (M.) *kutteri*, *L. duloticus*, *L. (M.) gösswaldi* und *L. (M.) buschingeri* (bei Arten des SG *Mychothorax*) sowie die Gastameisen *Formicoxenus nitidulus* und *Leptothorax emersoni* alle morphologisch und im Verhalten dem jetzigen SG *Mychothorax* sehr nahe stehen. Die Übereinstimmungen zwischen den genannten Arten und Gattungen und der Untergattung *Mychothorax* sind entschieden größer als die zwischen den Untergattungen *Leptothorax* und *Mychothorax*.

Im Hinblick auf das ja überall angestrebte natürliche System ist es also sicher nicht richtig, daß den Subgenera des Genus *Leptothorax* die Parasiten zum Teil als Genera gegenüberstehen. Doch soll hier von taxonomischen Korrekturen noch abgesehen werden.

Abschließend muß auf eine Reihe von Problemen hingewiesen werden, die im Rahmen des Sozialparasitismus weiterhin der Aufklärung bedürfen:

1. Temporärer Parasitismus kommt nach unseren heutigen Kenntnissen überwiegend bei der Unterfamilie *Formicinae* und bei den *Dolichoderinae* (*Bothriomyrmex* [SANTSCHI 1906, BERNARD 1958]) vor. Eine Ausnahme bilden unter den Myrmicinen einige nearktische *Aphaenogaster*-Arten (WHEELER 1919). Bei den Formicinen zeichnen sich wiederum die hochspezialisierten Arten der Gattung *Lasius* durch eine große Zahl temporärer Parasiten aus. Hier wurde auch der einzige bisher bekannte Fall eines „Hyperparasitismus“ (*Lasius niger*/[*L. umbratus*]/*L. fuliginosus*) beschrieben. In der Unterfamilie *Myrmicinae* ist dagegen der permanente Parasitismus sehr viel weiter verbreitet, der von den *Formicinae* nur bei

Plagirolepis bekannt ist. Duloten gibt es hingegen in beiden Unterfamilien (*Formicinae* und *Myrmicinae*) etwa gleich häufig.

Wie weit diese Besonderheiten in der Verteilung der verschiedenen Lebensformtypen aus Unterschieden im Verhaltensinventar der Unterfamilien abgeleitet werden können, ist noch nicht abzusehen. Daneben mögen andere Faktoren eine Rolle spielen: So dauert die Larvalentwicklung bei vielen *Myrmicinae* erheblich länger als bei *Formicinae* (Ausnahme ist hier die umfangreiche Gattung *Camponotus*, aus der jedoch noch kaum Parasiten bekannt sind), so daß etwa temporärer Parasitismus bei Myrmicinen keinen so erheblichen Zeitvorteil bei der Koloniegründung erbringen könnte wie bei den Formicinen.

Es zeigt sich jedoch auch, daß „primitive“ permanente Parasiten wie *Doronomyrmex* oder *L. kutteri* bei ursprünglichen Wirtsarten, stark abgeleitete, „alte“ Parasiten wie *Teleutomyrmex* und *Anergates* bei spezialisierten, monogynen Wirtsarten vorkommen. Damit könnte eine Beziehung zwischen der allgemeinen Spezialisierung der Wirtsartengruppe und der zugehörigen Gruppe von Parasiten hergestellt werden. Um diesen Fragenkomplex abklären zu können, wird es jedoch notwendig sein, noch sehr viel mehr biologische Daten von Wirten und Parasiten zusammenzutragen.

2. Weit entfernt von einer Klärung sind auch die Arealgrenzen der Sozialparasiten, soweit sie irgendwo im Gebiet der Wirtsarten verlaufen (Tetramorium-Parasiten: *Anergates* kommt nahezu überall vor, wo die Wirtsart zu finden ist, *Teleutomyrmex* nur in wenigen Hochtälern der Alpen. Auch die *Strongylognathus*-Arten haben relativ kleine Areale); ebenso sind die für diese Arealgrenzen verantwortlichen Faktoren unbekannt.

Die taxonomischen Beziehungen zwischen den nahe verwandten Arten verschiedener Parasitengenera (*Polyergus*, *Strongylognathus*, *Harpagoxenus*, *Epimyrmica*) und ihre Ausbreitungswege bedürfen ebenfalls der Aufklärung. Interessant wäre etwa eine genaue Festlegung der Zeit, zu der letztmalig eine für *Harpagoxenus* gangbare, d.h. von *Mychothorax*-Arten dicht besiedelte Landbrücke zwischen Eurasien und Nordamerika bestand: Im Pleistozän dürfte dies kaum der Fall gewesen sein, da die *Mychothorax*-Arten nur wenig über die Baumgrenze hinaus vorkommen.

3. Für die angenommene morphologische Entwicklung z.B. des Stielchens liegen keine paläontologischen Beweise vor. Bernsteinleptothoracini haben keinen Postpetiolusdorn, doch dürften sie auch zu jung sein, um die geforderten selbständigen Ahnen unserer Sozialparasiten zu sein, sind doch viele Ameisen aus dem Bernstein morphologisch so mit den rezenten Arten übereinstimmend, daß sie direkt in deren Gattungen gestellt werden müssen. Ob jemals ältere fossile Ameisen in einem ausreichenden Erhaltungszustand gefunden werden, muß abgewartet werden.

Zusammenfassung

Nach kurzer Darstellung der verschiedenen Formen des Sozialparasitismus bei den Formiciden werden die wichtigsten bisher aufgestellten Hypothesen zur Evolution der parasitischen Lebensweise aufgeführt. Zur Klärung einer großen

Anzahl von problematischen Befunden sind jedoch neue Hypothesen erforderlich:

1. Das Verhalten von Sozialparasiten ist aus dem Verhalten verwandter selbstständiger Arten abgeleitet.

2. Sozialparasiten leben unter besonderen biologischen Bedingungen; sie unterliegen anderen Selektionsfaktoren als die selbstständigen Arten und konservieren daher andere morphologische und Verhaltensmerkmale ihrer Stammform als die daraus abgeleiteten selbstständigen Formen.

3. Sozialparasiten schädigen ihre Wirtsarten, vermögen sie jedoch nicht auszurotten. Wirt-Parasit-Verhältnisse sind stabil und dauerhaft nach Art eines Regelkreises.

4. Sozialparasiten entwickeln Anpassungen auch an Verhaltensänderungen ihrer Wirtsarten.

Als für diese Probleme wichtigster Verhaltenskomplex bei selbstständigen Arten wird die *fakultative Polygynie* erachtet. Daraus leiten sich sowohl temporäre als auch permanent parasitische und dulotische Verhaltensweisen ab: Die Aufnahme begatteter Jungweibchen selbständiger, polygyner Arten in Kolonien ihrer eigenen Species entspricht dem Eindringen begatteter Parasitenweibchen bei der Wirtsart.

Beim Übergang der Wirtsart zur Monogynie können nur solche Parasiten die Wirtsform weiter nutzen, die entweder die Wirtskönigin beseitigen oder sich auf andere Weise an deren Stelle setzen. Diese Vorgänge entsprechen den Verhaltensmechanismen zur Sicherung der Monogynie bei selbstständigen Arten.

Als bei alten Sozialparasiten (und auch Gastameisen!) erhaltene plesiomorphe Merkmale werden aufgeführt:

1. Die zahlenmäßig schwache, undifferenzierte und weibchenähnliche Arbeiterkaste (*Epimyrma*, *Formicoxenus*).

2. Die plumpe Konstruktion des Petiolus bei *Polyergus* und *Lasius carnolicus*, der breite Postpetiolus bei den Myrmicinen-Parasiten und die ventralen Fortsätze an Petiolus und Postpetiolus bei vielen Leptothoracini-Parasiten. Diese Konstruktionen verkörpern Übergangsstadien zwischen dem ursprünglichen, normalen Hinterleibssegment und der schmalen Schuppe bzw. dem schlanken Stielchen der selbstständigen Formicinen und Myrmicinen.

3. Die Lage des Ganglions 7 im Postpetiolus bei *Teleutomyrmex*. Bei selbstständigen Arten liegt dieses Ganglion sekundär im Gaster.

4. Die Kleinheit vieler Parasitenweibchen. Sie stimmt mit der Größe der zugehörigen Männchen überein; bei den selbstständigen Arten sind die Weibchen oft viel größer als die konservativeren Männchen.

5. Begattung im Nest oder in Nestnähe am Boden, die bei vielen Sozialparasiten wie auch bei fakultativ polygynen selbstständigen Arten vorkommt.

6. Die bei *Harpagoxenus*, *Teleutomyrmex* und *Anergates* nachgewiesene mehrfache Kopula eines Männchens.

7. Das Vorkommen ergatoider Weibchen bei *Polyergus* und *Harpagoxenus* kann möglicherweise ebenfalls so gedeutet werden.

Sozialparasiten konnten und können nur innerhalb fakultativ polygyner,

relativ ursprünglicher Arten entstehen. Wo monogyne Wirtsarten parasitiert werden (besonders im Falle des temporären Sozialparasitismus) muß der Parasit von einer polygynen, ihm und der Wirtsart gemeinsamen Stammform abgeleitet werden.

Ausblickend wird auf noch offenstehende Probleme des Sozialparasitismus hingewiesen.

Summary

New Conceptions of the Evolution of Social Parasitism and Dulosis in Ants (Hym., Formicida)

After a short description of the different types of social parasitism in the Formicidae the most important hypotheses up to now formulated concerning the evolution of parasitic mode of life in ants are presented. The following new hypotheses are, however, necessary to interpret a good deal of problematic reports:

1. The behaviour of social parasites is derived from the behaviour of related independent species.

2. Social parasites are living under particular biological conditions. They are influenced by other selection factors than independent species. Therefore, parasitic and independent species will preserve different morphological and behavioural characteristics of their common ancestors.

3. Social parasites are harmful to their host species, but they can't eradicate them. Host-parasite-relations are stable like a feedback mechanism.

4. Social parasites will develop adaptations to alterations in the behaviour of their host species, too.

The *facultative polygyny* of some independent species is considered to be the behavioural complex most important for these problems. From this type of polygyny the temporary as well as permanent parasitic and dulotic habits can be derived: The integration of fertilized young queens into polygynous colonies of their own species may correspond to the invasion of fertilized parasite queens into host colonies.

In the case that the host species develops a monogyny only such parasites can furthermore exploit it which either remove the host queen or succeed in replacing it in another manner. These processes should correspond to the behavioural mechanisms which ensure the monogyny in many independent species.

The following plesiomorphic characteristics of social parasites (and also guest ants) are quoted:

1. An unspecialised, female-like worker caste with a small number of individuals (*Epimyrma*, *Formicoxenus*).

2. The bulky construction of petiole in *Polyergus* and *Lasius carnolicus*, the broad postpetiole in the Myrmicine parasites and the ventral appendages of petiole and postpetiole in a number of Leptothoracini parasites. These constructions may represent transition stages between the original, normal abdominal

segment and the narrow scale or the slender petioles of the independent Formicines and Myrmicines.

3. The position of ganglion 7 in the postpetiole of *Teleutomyrmex*. In independent species this ganglion is situated secondarily in the gaster.

4. The small shape of many parasitic females. They are often as small as their males. In independent species the females are often much bigger than the more conservative males and the workers.

5. Mating within or near the nest on the ground. This behaviour is found in many social parasites and in independent facultatively polygynous species, too.

6. Repeated mating of one male which is proved for *Harpagoxenus*, *Teleutomyrmex* and *Anergates*.

7. The occurrence of ergatoid females in *Polyergus* and *Harpagoxenus* can possibly be explained in the same way.

Social parasites could and can only arise out of facultatively polygynous and relatively original species. Whenever monogynous host species are invaded (especially in cases of temporary parasitism) both the parasitic and the independent species must be derived from a common polygynous ancestor.

Finally there are indicated open problems of social parasitism.

Schriftenverzeichnis

- ARNOLDI, K. V., 1930, Studien über die Systematik der Ameisen VI. Zool. Anz. 91: 267-283.
- BARONI URBANI, C., 1966, La monoginia nelle società dei Formicidi. Boll. Zool. 33: 191.
- BERNARD, F., 1950, Le polymorphisme social et son déterminisme chez les fourmis. Coll. Int. Struct. Phys. Soc. Anim., Paris.
- , 1958, Notes écologiques et biologiques sur une fourmi parasite nouvelle pour la France: *Bothriomyrmex gibbus* (Soudek.). Bull. Soc. Zool. France 83: 401-409.
- BISCHOFF, H., 1927, Biologie der Hymenopteren. Springer, Berlin. 598 S.
- BONDROIT, J., 1931, Origine de l'ouvrière des Fourmis. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 62: 13-24.
- BROWN, W. L., jr., 1955, The first social parasite in the ant tribe Dacetini. Ins. Soc. 2: 181-186.
- , and E. O. WILSON, 1957, A new parasitic ant of the genus *Monomorium* from Alabama, with a consideration of the status of genus *Epixenus* Emery. Ent. News 68: 239-246.
- BRUN, R., 1912, Zur Psychologie der künstlichen Allianzkolonien bei den Ameisen. Biol. Zbl. 32: 308-322.
- BUSCHINGER, A., 1965, *Leptothorax* (*Mychothorax*) *kutteri* n. sp., eine sozialparasitische Ameise (Hymenoptera, Formicidae). Ins. Soc. 12: 327-334.
- , 1966a, Untersuchungen an *Harpagoxenus sublaevis* Nyl. (Hym., Formicidae) I.-Freilandbeobachtungen zu Verbreitung und Lebensweise. Ins. Soc. 13: 5-16.
- , 1966b, Untersuchungen an *Harpagoxenus sublaevis* Nyl. (Hym., Formicidae) II.-Haltung und Brutauzucht. Ins. Soc. 13: 311-322.
- , 1967, Verbreitung und Auswirkungen von Mono- und Polygynie bei Arten der Gattung *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera, Formicidae). Inaugural-Dissertation, Würzburg.
- , 1968, „Locksterzeln“ begattungsbereiter ergatoider Weibchen von *Harpagoxenus sublaevis* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). Experientia 24: 297.
- , 1968, Untersuchungen an *Harpagoxenus sublaevis* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae) III.-Kopula, Koloniegründung, Raubzüge. Ins. Soc. 15: 89-104.
- CRAWLEY, W., 1909, Queens of *Lasius umbratus* Nyl. accepted by colonies of *Lasius niger* L. Ent. Month. Mag. 20: 94-99.
- CREIGHTON, W. S., 1927, The slave-raids of *Harpagoxenus americanus*. Psyche 34: 11-29.

- DARWIN, C., 1859, *Origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London.
- DOBZANSKI, J., 1965, Genesis of social parasitism among ants. *Acta Biol. Exper.* 25: 59-71.
- DONISTHORPE, H., 1927, *British ants, their life history and classification*. Routledge, London.
- EMERY, C., 1909, Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. *Biol. Zbl.* 29: 352-362.
- ESCHERICH, K., 1917, *Die Ameise*, 2. Aufl., Braunschweig.
- FABER, W., 1969, Beiträge zur Kenntnis sozialparasitischer Ameisen. 2. *Aporomyrmex ampeloni* nov. gen. nov. spec. (Hym. Formicidae), ein neuer permanenter Sozialparasit bei *Plagiolepis vindobonensis* Lomnicki aus Österreich. *Pflanzenschutz-Ber.* 34: 39-100.
- FOREL, A., 1898, La parabiose chez les fourmis. *Bull. Soc. Vaud.* 34: 380-384.
- , 1923, Le monde social des fourmis, t. 4: Alliances et guerres. Parabiose, Lestobiose, Esclavagisme. Kundig, Genf.
- GÖSSWALD, K., 1930, Die Biologie einer neuen *Epimyrma*-Art aus dem mittleren Maingebiet. *Z. wiss. Zool.* 136: 464-484.
- , 1933, Weitere Untersuchungen über die Biologie von *Epimyrma gösswaldi* Men. und Bemerkungen über andere parasitische Ameisen. *Z. wiss. Zool.* 144: 262-288.
- , 1934, Die Grundzüge der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Ameisenparasitismus, neu beleuchtet durch die Entdeckung einer weiteren parasitischen Ameise. *Ent. Beih. Berlin-Dahlem* 1: 57-62.
- , 1938, Grundsätzliches über parasitische Ameisen unter besonderer Berücksichtigung der abhängigen Koloniegründung von *Lasius umbratus mixtus* Nyl. *Z. wiss. Zool.* 151: 101-148.
- , 1941, Rassenstudien an der Roten Waldameise *Formica rufa* L. auf systematischer, ökologischer, physiologischer und biologischer Grundlage. *Z. Ang. Ent.* 28: 62-124.
- , 1950, Parasitismus zwischen Ameisenvölkern. *Umschau* 17: 527-530.
- , 1951, Über den Lebenslauf von Kolonien der Roten Waldameise. *Zool. Jb. Abt. Syst. Ökol. Tiere* 80: 27-63.
- , 1951, Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene. Metta Künau, Lüneburg.
- , 1953, Histologische Untersuchungen an der arbeiterlosen Ameise *Teleutomyrmex schneideri* Kutter (Hym. Formicidae). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 26: 81-128.
- , 1957, Über die biologischen Grundlagen der Zucht und Anweisung junger Königinnen der Kleinen Roten Waldameise nebst praktischen Erfahrungen. *Waldhygiene* 2: 33-53.
- , 1962, Über einige Fortschritte in der Waldameisenhege. *Waldhygiene* 4: 129-143.
- HAMILTON, W. D., 1964, The genetical evolution of social behaviour I and II. *J. Theoretical Biol.* 7: 1-16 und 17-52.
- HASKINS, C. P., and E. V. ENZMANN, 1938, Studies of certain sociological and physiological features in the Formicidae. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 37: 97-162.
- HÖLDOBLER, K., 1953, Beobachtungen über die Koloniegründung von *Lasius umbratus umbratus* Nyl. *Z. ang. Ent.* 34: 598-606.
- HUBER, P., 1810, *Recherches sur les mœurs des fourmis indigènes*. Paschoud, Genf.
- KUTTER, H., 1945, Eine neue Ameisengattung, *Doronomyrmex*. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 19: 485 bis 487.
- , 1950, Über *Doronomyrmex* und verwandte Ameisen, 2. Mitteilung. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 23: 347-353.
- , 1953, Beitrag zur Problemstellung der neueren Myrmekologie. *Naturw.* 40: 33.
- , 1957, Zur Kenntnis schweizerischer Coptoformica-Arten. 2. Mitteilung. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 30: 1-24.
- , 1958, Einsame Ameisen. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 31: 177-190.
- , 1967, Beschreibung neuer Sozialparasiten von *Leptothorax acervorum* F. (Formicidae). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 40: 78-91.
- , 1969, Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz. *Neujahrsbl. Naturf. Ges. Zürich*.
- LE MASNE, G., 1956, Recherches sur les fourmis parasites. *Plagiolepis grassei* et l'évolution des *Plagiolepis* parasites. *C. R. Acad. Sci.* 243: 673-675.
- MEYER, G. F., 1955, Untersuchungen an einer parasitischen Ameise (*Anergates atratulus* Schenck). *Ins. Soc.* 2: 163-171.

- MICHENER, C. D., 1961, Social polymorphism in the Hymenoptera. In: J. S. Kennedy (Ed.), Insect Polymorphism: 43-56. Symp. R. Ent. Soc. London 1.
- SANTSCHI, F., 1906, A propos des moeurs parasitiques temporaires des fourmis du genre *Bothriomyrmex*. Ann. Soc. Ent. France 75: 363-392.
- STAEGER, R., 1923, Ergebnisse meiner neuesten Beobachtungen an *Formicoxenus nitidulus* Nyl. Z. wiss. Insektenbiol. 18: 290-292.
- , 1925, Das Leben der Gastameise (*Formicoxenus nitidulus* Nyl.) in neuer Beleuchtung. Z. Morph. Oekol. (A) 3: 452-476.
- STAERCKE, A., 1936, Retouches sur quelques fourmis d'Europe. I. *Plagiolepis xene* nov. sp. et *Pl. vindobonensis* Lomnicki. Ent. Ber. 9: 277-279.
- STUMPER, R., 1918, *Formicoxenus nitidulus* Nyl. Biol. Zbl. 38: 160-179.
- , 1950, Les associations complexes des fourmis. Commensalisme, Symbiose et Parasitisme. Bull. Biol. France et Belg. 84: 376-399.
- , et H. KUTTER, 1950, Sur le stade ultime du parasitisme social chez les fourmis atteint par *Teleutomyrmex schneideri*. C. R. Acad. Sci. 231: 876-878.
- , et H. KUTTER, 1951, Sur l'éthologie du nouveau myrmécobionte *Epimyrma stumperi* (n. sp. Kutter). C. R. Acad. Sci. 233: 983-985.
- TRJASKO, W. W., 1956, Wiederholte und mehrfache Paarung der Königin. Ptschelowodstwo 1: 43-50.
- VIHMEYER, H., 1910, Ontogenetische und phylogenetische Betrachtungen über die parasitische Koloniegründung von *Formica sanguinea*. Biol. Zbl. 30: 569-580.
- , 1911, Hochzeitsflug und Hybridation bei den Ameisen. Dt. ent. Nationalbibl. 2: 28-30.
- WASMANN, E., 1901, Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. Allg. Z. Ent. 6: 269-271 und 353-357.
- , 1902, desgl., 7: 1-15, 33-37, 72-77, 100-108, 136-139 usw.
- , 1905, Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Zbl. 25: 117-127, 129 bis 144, 161-169, 193-216, 256-270, 273-292.
- , 1906, Zur Geschichte der Sklaverei beim Volk der Ameisen. Stimm. Maria Laach 70: 405-425, 517-531.
- , 1908, Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Zbl. 28: 257-271, 289-306, 321-333, 353-382, 417-441.
- , 1909, Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. Biol. Zbl. 29: 587-604, 619-637, 651-663, 683-703.
- , 1910, Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Zbl. 30: 453-464, 475-496, 515-524.
- , 1915, Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Münster.
- WESSON, L. G., 1937, A slavemaking Leptothorax. Ent. News 48: 125.
- WHEELER, W. M., 1903, Ethological observations on an American ant. J. Psychol., Neurol. 2: 31-47.
- , 1904, Social parasitism among ants. J. Amer. Mus. 4: 74-75.
- , 1905, An interpretation of the slave-making instincts in ants. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 21: 1-16.
- , 1907, The polymorphism of ants, with an account of some singular abnormalities due to parasitism. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 23: 1-93.
- , 1909, Observations on some European ants. J. N. Y. Ent. Soc. 17: 172-184.
- , 1919, The parasitic aculeata, a study in evolution. Proc. Amer. Phil. Soc. 58: 1-40.
- WOYKE, J., 1960, Natural and artificial insemination of queen honeybees. Pszczelnictwo Zeszyty Naukowe 4: 183-275.

Anschrift des Verfassers: Dr. A. BUSCHINGER, Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn, 53 Bonn, An der Immenburg 1.